重构符合自然历史的演化树是系统生物学的终极目标

任 东

(首都师范大学生命科学学院, 北京 100048)

摘要: 从自然历史的角度,对单系群、特征、系统发育和自然分类系统的概念做出了澄清和解释。自然分类是仅包含单系群全体成员和它们之间亲缘发育关系和自然演化过程的分类。只有包括所有成员在内的单系群才能称为一个自然分类系统。目前生物系统学主要使用分支分析方法重建自然历史演化过程。在编写算法语言和程序时,作者常将注意力集中在形态和分子数据的获得、运算过程和算法的改进,而忽略了支序分类学的简约原则等假设前提和它的理论缺陷。由此在系统发育重建的过程中存在2个常见的误区:(1)在一个单系类群中包括的成员不完全却声称是一个自然系统;(2)将通过数学和程序运算出来的"简约"或最"似然"的亲缘发育关系当作自然系统。自然单系类群往往具有漫长的演化历史,人类无法直接观察和在实验室中重复。利用支序分类原理构建的单系类群的发育关系只是一个单系类群之间的最"简约"或最"似然"的亲缘发育关系,并不能真正反映自然历史的本来面目。古生物学虽然有较好的时空框架,但可提供的特征数量和精度不够。现生生物的各种特征和遗传数据虽然相对充分,但对于具有较长演化历史的类群,由于缺失了大量关键成员,推导出的系统发育关系可能都是并系或复系,无法构成一个自然系统。因此只用现生生物宏观和基因组信息重构具有较长演化历史的生物类群的自然系统是无法实现的。只有利用分子和形态的全证据,从宏观和微观两个层面、古代和现代相结合,采用多种技术和研究手段对一个单系类群的全体成员进行研究,才能真正做到自然分类。在这个过程中可以利用6个原则对分类系统是否符合自然历史发展进行检验。

关键词: 单系; 并系; 分支分析; 自然历史; 自然分类系统

中图分类号: Q969 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2017)06-0699-11

To re-construct an evolutionary tree conforming to the natural history process is the ultimate goal of systematic biology

REN Dong (College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China)

Abstract: From the point of view of natural history, both the concepts and characteristics of the monophyletic group, phylogenetic systematics and natural classification system have been clarified. Natural classification system is a taxonomic system and natural evolution process of all members in the monophyletic group and their phylogenetic relationships. Only a monophyletic group including all extinct and extant members can be called a natural taxonomic system. At present, systematic biology mainly uses the cladistic principles and methods to reconstruct an evolutionary tree. During the preparation and application of a variety of system programming languages, researchers often focus on the morphological and molecular data acquisition, and the operating and calculating process, but largely ignore the hypotheses and associated weakness of the parsimony principle and the maximum likelihood or Bayesian inference. There are two common misunderstandings in the process of phylogenetic reconstruction: (1) a monophyletic group is claimed as a natural system due to incomplete selection of in-group members; (2) a parsimony or likelihood phylogenetic relationship through mathematics and program operations is

基金项目: 国家自然科学基金项目(31672323, 41688103); 教育部"创新团队发展计划"(IRT-17R75)

作者简介: 任东, 男, 1963年生, 河南沁阳人, 教授, 研究方向为昆虫起源与系统演化, E-mail: rendong@cnu.edu.cn

收稿日期 Received: 2017-03-21; 接受日期 Accepted: 2017-05-05

claimed as a natural evolutionary system. A natural monophyletic group often has a long evolutionary history and cannot be directly observed in nature or repeated in the laboratory. The systematical relationship among a monophyletic group established by cladistics principles is only the maximum parsimony or the likelihood speculation, thus, cannot truly reflect the development process of natural history. Fossils can provide better spatio-temporal framework information, but the number and accuracy of the available features are not sufficient. Living organisms have various abundant characteristic and genetic data. However, due to their long evolutionary history and the lack of a large number of important extinct members, the most deduced phylogenies are paraphyletic group or polyphyletic group and cannot constitute a natural system. It is impossible to construct a natural system of the whole monophyletic group by using only macro- and micro-information of extant organisms. With the help of various techniques and research methods, the optimal approach to study a natural system is to combine the morphological and molecular data and integrate the whole ancient and modern members. In this process, six principles can be used to test whether the classification system is consistent with the development of natural history.

Key words: Monophyletic group; paraphyletic group; cladistic analysis; natural history; natural classification system

自然科学的各个学科都有其最基本的规律,大部分都可以用一种理想化的模型来表达其基本规律。生命科学已派生出了许多分支学科,实际上已成为一个多学科交叉渗透的综合性的自然科学。如果说经典力学的最基本规律是牛顿三大定律,那么联系生命科学各个分支学科的共同哲学语言就是生物演化规律和系统演化树的构建。

系统生物学是沟通历史与现在,服务于当前有益生物资源利用和有害生物防治的基础科学。重建一个符合自然历史发展进程的生物系统演化树是正确认识和解析物种的关键,是演化生物学成果的具体表达,是沟通生物学各分支学科之间的桥梁和共同参照系,是解读生物发展历史性和传承性、联络古生物和现今生物分类学家的共同语言。

生物系统发育关系和系统演化树为我们展示了 2 个最基本的要素:生物类群和特征的变化发展规律。尤其是特征,可以是最基本的形态特征,也可以是分子特征(包括基因片段、基因组、转录组等)和一些重要的生物学特征和习性等。

从 1735 年林奈出版《自然系统》始,特别是 1859 年达尔文发表《物种起源》以来,生物分类和系统演化工作主要受进化思想的影响持续近 200 余年。早期演化树的构建主要根据生物的形态特征(Handlirsch, 1906 – 1908; Simpson, 1961; Brundin, 1968; Kluge, 1971; Carpenter, 1992; Engel and Kristensen, 2013)。这期间的进化树重构基本上是依据传统表征分类学理论建立的。人为因素、专家的经验成分和权威性起很大的主导因素。Hennig (1966, 1981)创立支序分类学后,强调“共有衍征是确定共同祖先的唯一基础”和二分支(姐妹群)原则。随着数值分类学派的发展(Sneath and Sokal, 1973; 徐克学, 1994),在表征特征的分析中引入了数值分类和计算机技术,使得演化树的重构过程更加高效和客观。经典的描述分类学也可以用数学方法对生物学现象推导出基本的自然规律,博物学家们也找到了有效的“近似的算法”,传统的系统演化树也可以用数学的语言来表达。20 世纪 70 – 90 年代分类学家对支序分类学的优缺点进行了大量的讨论和争鸣,产生了大批具有真知灼见的观点和经典论文。分类学理论和系统演化树的重构取得了一批令人瞩目的进展,学术氛围空前活跃(Mayr, 1982, 1990; 周明镇等, 1983; 戎嘉余和方宗杰, 1990; 钟扬等, 1994; 任东和洪友崇, 1994; 赵铁桥, 1995; 黄大卫, 1996; Wenzel, 1997; 任东, 2002)。一大批具有重要影响的关于进化系统学和支序分类学的争鸣论著让人们耳目一新,极大地推动了分类学工作,使经典的描述性分类学上升到新的高度,物种的研究工作更加准确和符合实际(周长发和杨光, 2011; 洪德元, 2016a, 2016b; 孔宏智, 2016; 张德兴, 2016; 谢平, 2016; Song *et al.*, 2016; Wu *et al.*, 2017)。

进入 21 世纪以来,对分类学派的争论基本平息,当代分类学主要使用系统发育系统学的理论和分支分析方法(Godfray and Knapp, 2004; Kjer *et al.*, 2016)。但受统计学和数值分析过程中尽可能多的信息量的要求,在具体分支分析过程中使用的数据越来越倾向于大规模的分子序列(Dunn *et al.*, 2008; Rota-Stabelli *et al.*, 2013; Misof *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2016b; Zhang *et al.*,

2016)。当今社会已进入了以"基因组学"为引领的、各种宏观和微观信息汹涌而来的新的大发现时代。由于过度地强调来自于微观的 DNA 序列,造成了研究工作重技术而轻理论、重尖端而轻基础的现象。具体表现在使用以系统发育系统学的理论和分支分析方法为基础编写各种算法语言时,将注意力集中在分子数据的获得和运算方法的探索,而将支序分类学数据运算程序编写过程的假设前提,特别是将特征等价和简约原则等一系列假设和约定抛在脑后,忽视了支序分类学和分支分析方法的理论缺陷,没有自觉地坚持单系原则,由此对所得结果不加分析地进行解释。为了得出预期的结论,甚至对序列数据进行人为地取舍,有意或无意之中使得特征数据产生了偏差和加权。

当前,已发表的动物物种有 1 659 420 种(Zhang, 2013),并且新的生物物种的发现正在以平均每年 2 万余个的速度"井喷"。大量新物种的发现,使得建立一个逻辑自洽的理性物种分类系统的需求变得极为迫切(Cracraft, 2002; Godfray *et al.*, 2007; Costello *et al.*, 2013)。如果分类工作不从物种鉴定和宏观演化的大格局出发(谢强等, 2015; 彭丹晓等, 2017; 孙航, 2017; Wu *et al.*, 2017),不了解这些物种在自然界生态系统中所处的地位、生活状态、彼此间的关系,以及它们的起源和演化历程、目前的分布范围和发展趋势,只依靠那些"存疑物种"的 DNA 系列,就不可能得出符合自然历史发展过程的自然分类系统和演化树。

1　单系群、特征、系统发育系统学和自然分类

尽管单系群、并系群、复系群、特征、系统发育系统学和自然分类系统等术语是最为常见的基本概念(钟扬等, 1994; 黄大卫, 1996; Kjer *et al.*, 2016),但不同学者之间对其见解还略有差异。在许多分类系统学的论著中还存在概念不清晰和混用的情况。为了回答如何构建自然分类体系和如何检验一个分类系统是否为自然分类,本文还需要进一步明确下列概念。

1.1　单系群(monophyletic group)

具有一个共同祖先的所有后裔成员称为单系群,有时也称为一个分支(clade)。只有共近裔性状(synapomorphies)才能支持单系群。不难理解只有包括所有成员在内的单系群才能称为一个自然分类系统(图 1)。

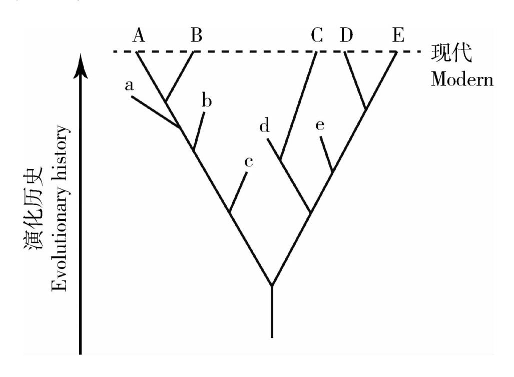


图 1　自然系统中的单系、并系和复系关系

Fig. 1　Monophyletic group, paraphyletic group and polyphyletic group in natural classification system

大写字母代表现生类群,小写字母代表绝灭类群。The capital letters represent the extant group, while the small letters represent the extinct group. 单系类群举例 Examples of monophyletic group: {A,B},{A,B,a,b,c},{D,E},{d,C,e,D,E},{a,A,B,b,c,d,C,e,D,E}; 并系类群举例 Examples of paraphyletic group: {A,B,b},{A,a,b},{C,e,D,E},{d,C,D,E};{a,A,B,b,c,e,D,E}; 复系类群举例 Examples of polyphyletic group: {A,B,C,D,E},{A,B,b,C,e,D,E},{A,B,C},{A,B,D,E}.

这里需要特别强调 2 点:(1)这个单系群包括在形成和演化过程中的所有绝灭和现生成员;(2)单系群内的成员永远是相对的,新的成员还在不断地被发现,旧的成员可能还需要重新组合或转移。

1.2　特征(character)

性状或特征是识别生物和进行系统发育关系分析的基本单位,存在于有机体不同发育阶段的分子、细胞、组织、显微或宏观的各种解剖构造等多个层次之中。一些重要的生物学习性、生理、生化和生态学特征也常被选择参与分析。因此,具体分类研究中所选取的特征数量和质量将直接影响分析的结果。显然,每个具体的性状在生物个体上所起的作用(或称为权重)一定是不同的。例如,昆虫有无后翅和体表多一个或少一个刚毛等形态结构的差异对昆虫的生活习性一定是不同的。在具体系统发育分析中对特征是否加权和如何加权是一个十分复杂和争论不休的问题。尽管在具体操作过程中我们声称平等地对待所有特征的价值,但也会无意或有意地对特征产生了加权。加权是绝对的,是客观存在的。如果需要有意识的加权,这种加权最好是后验加权(a posteriori weighting)(Kitching *et al.*, 1998)。

由于自然选择可以在宏观和微观不同的水平上发挥作用,基于遗传信息的分子数据为生物系统学研究提供了一个新的选择。从数据量角度讲,分子

遗传信息分析较形态分析更有优势和更大的类群适用范围,但也绝非万能良方(谢强等, 2015)。关于分子序列和结构的改变及相应的生物学背景,我们的了解仍然十分有限,还无法知道序列的变异频率、偏向、独立性和可逆性,利用基因组结构分子标记的研究还缺少统计学评价(Philippe and Laurent,1998; Hillis,1999),基因组及功能性研究还不成熟。序列对比和分支运算过程中,参数设置常具有人为因素或目的性,常用的系统发育分析软件原理与所得结果在逻辑上常常相悖(Philippe *et al*., 2009; Phillips *et al*., 2000)。因此对分子水平的特征认识还有待继续深化。

1.3 系统发育系统学(phylogenetic systematics)

基本原则是利用共近裔性状确定源于共同祖先的姐妹群,用姐妹群和它们的共同祖先构成单系,用单系进行归类。在具体操作时利用简约法则(parsimony methods/ parsimony hypothesis)或最大似然法则等(maximum-likelihood methods/ parsimony hypothesis)(Yang and Bruce, 2012)。

系统发育系统学实际上是将分类单元排入单系类群的过程。要求所有分类单元必须是单系。单系类群只能在共有衍征的基础上去推断。

1.4 自然分类系统(natural classification system)

分类学者在近200余年的实践工作中已认识到构建符合自然历史发展过程的生物系统演化树是我们的终极目标。但在具体工作中却对何为正真的自然分类没有明确的定义。本文将自然分类作如下表述:自然分类是仅包含单系群全体成员和它们之间亲缘发育关系和整个自然演化过程的分类。

仅单系分类才是自然分类。这个分类体系的建立是需要大量资料积累的过程。因此某一个具体的阶段性成果只是建立完全自然分类系统过程的必不可少的一个环节。

由于不同的自然单系类群往往具有漫长的演化历史,人类无法直接观察和在实验室中重复,所以利用支序分类原理构建的单系类群的发育关系只是一个单系类群之间的最"简约"或最"似然"的亲缘发育关系,并不能真正反映历史的本来面目。

在系统发育重建的过程中往往存在2个常见的误区:(1)在一个单系类群中由于选择的成员不完全而声称是一个自然系统;(2)将通过数学和程序运算出来的"简约"或最"似然"的亲缘发育关系当作自然系统。

为了确保类群的系统发育关系是自然系统,在构建这个系统的具体过程中,技术细节上应尽量做到全证据的分析方法,成员组成上要尽可能地全面,尤其注意不要遗漏重要的绝灭种类,由此才能保证类群的亲缘关系符合自然历史真相。这样的一个系统发育分类才是真正的自然分类。

2 依据现生生物重构演化树的局限性

在现生生物的研究中,经常出现2个常见的误区:一是所谓的单系群实际上没有包括所有成员;二是错将简约原则等统计学"运算"出来的规律当作自然历史的实际发生过程。

研究现生生物(living organisms)或现生物种(existing species)在生物的宏观和微观信息的获取上具有巨大的便利和优势,可以在野外和实验室直接观察,反复试验。各种先进的研究手段如显微CT技术、计算机三维重构技术、激光共聚焦扫描显微镜技术、核磁共振技术、顺磁技术等对生物的形态特征进行解析,使得人们可以提取更多有效的形态学特征进行系统发育分析。

用分子标记重构系统发育关系是生物系统学研究的前沿领域和发展趋势。分子数据的广泛应用和简便易得已使其成为重建现生生物系统发育关系中最为常用的数据类型(Dunn et *al*., 2008; Rota-Stabelli *et al*., 2013; Misof *et al*., 2014)。分子数据在系统演化、分子钟估计、DNA分子分类、近似种区分、空间遗传结构、基因流和迁移扩散等生物学领域得到广泛的应用。基因组时代的到来,已经将整个生物系统学的研究推进到一个新的时代,进行多基因尺度的进化生物学研究,是目前的热点方向。

虽然现生生物所提供的数据越来越充分,精度越来越高,但仅依据现生生物信息构建系统演化树,不论是用传统的宏观经典分类方法,还是现代的微观分子生物学手段,二者都共同面临着一个无法逾越的历史鸿沟:即无法将漫长地质历史中的一个单系的所有绝灭类群和现生类群放在一棵系统演化树上,无法还原一个自然生物类群全体成员起源和演化的整个历史过程。由于历史类群和特征信息的大量缺失,仅靠现生种类的生物信息数据运算出来的结果大多数都是并系类群(paraphyletic group)或是复系类群(polyphyletic group),并不是一个真正的单系类群,所以不是一个自然分类(图1)。

由于自然的单系类群具有漫长的演化历史,人类无法直接观察和在实验室中重复,所以通过支序

分类原理“运算”的系统发育关系只是一个最“简约”或最“似然”的亲缘发育关系，并不能真正反映历史的本来面目。

从时间层面上，对于那些具有较长演化历史的类群，由于没有考虑重要的绝灭种类，其具体的形态特征和生物学特征是无法发现的。如仅利用现生长翅目昆虫的形态特征和遗传信息，我们推导不出在我国发现的中生代长翅目昆虫出现了适于吮吸裸子植物花蜜的吸收式口器，这与现代长翅目昆虫的口器类型截然不同（Ren *et al*., 2009, 2010）。许多昆虫类群在地质历史上都极为丰富，而现生的种类都变成了孑孓类群（Kristensen, 1991; Carpenter, 1992; Wang *et al*., 2012; Liu *et al*., 2014）。许多绝灭的昆虫其生物学习性也与我们现在所知道的大为不同（Rasnitsyn and Quicke, 2002; 任东, 2002; Wang YJ *et al*., 2010, 2012; Ren *et al*., 2010; 任东等, 2012; Gao *et al*., 2012; Gu *et al*., 2012; Yang *et al*., 2012, 2014; Engel and Kristensen, 2013; Yao *et al*., 2014; Wang B *et al*., 2015, 2016; Perrichot *et al*., 2016; Lin *et al*., 2016; Liu *et al*., 2016; Cai *et al*., 2017）。因此，仅依靠现生生物类群的遗传数据，不能构建出具有较长演化历史或者较高分类阶元的自然系统树。因此，只用现生生物宏观或基因组信息解决整个生物类群的自然系统是无法实现的。

3　古生物化石构建演化树的作用和局限性

古生物学是生命科学和地球科学的交叉科学。虽然在中文上名称完全一样，但在生物学和地质学上研究内容还是有很大差别的。在生物学上，古生物学（palaeobiology）是以保存在地层中的生物遗体、遗迹化石为研究对象，研究生物的起源、宏观进化模式和生物自然演化过程的重要基础学科，是生物学中唯一具有“真实”历史时间尺度的一个独特分支学科。在地质学上，古生物学（palaeontology）是地球科学的一个分支学科，主要研究化石的分类和生物地层学，用于对比地层的层序、时代，了解地壳的历史发展过程，推断地质历史上水系分布、气候变化和沉积矿产形成与分布（戎嘉余和方宗杰, 1990）。

尽管古生物学的发展历史已经有 200 多年，但至今，一些现生生物研究者对于古生物化石依然存在这样的误解，认为古生物学者对于系统发育分类的贡献是微不足道的，原因在于：（1）化石记录通常都很“贫乏”；（2）古生物工作者对于有关现生类群的认识不够；（3）化石本身所保留下来的特征缺乏可靠的鉴别性状，如生殖器结构等；（4）由于化石本身的原因（如片面性的采样，不完整的解剖学资料，缺乏生理学资料等），依据化石材料仅仅能建立一个比现生生物准确度低得多的物种界限（Crowson, 1970）。甚至在对于化石在研究生物系统学中时间因素的重要性依然有学者提出质疑，认为在系统发育研究中时间因素不是一个必须的，甚至不是一个有用的参数（Brundin, 1966, 1968; Kluge, 1971）。

事实上，我们不能忽略生物本身是有时间属性的。自然分类系统中一个最基本的元素就是时间，好的演化树不仅要有三维空间的信息，还应有时间这一重要的第四维度信息。我们在试图了解生物的自然历史时，绝不应该忽视时间向度。

现代分子生物学研究中，分子钟被广泛用于物种分歧时间的估算。然而，分子钟的可靠性及其对分子进化机制的意义一直是进化生物学领域激烈争论的焦点。主要表现之一是根据分子钟估计的时间与化石证据的不一致，难以作为证据支持演化的实际自然历史过程。分子生物学关于时间的计算公式存在太多主观假设，在方法上存在漏洞。例如，在利用 Y 染色体单倍型估算生物类群分歧时间的过程中，主要依据公式所采用的几个变数都有假设条件（Wells *et al*., 2001）。不同位点的染色体有不同的突变率，却只用一个主观假设比较合适的突变率代进公式，虽然实验室的结果经得起重复检验，但从实验室的结果推出最后的结论，结论不可避免有主观因素。因为具体一个单系类群演化历史时间长短不同，现代分类体系可能只适合与那些演化历史短距离现代较近的一部分类群，而另一部分生命时间较长的类群可能就不适合。

古生物学研究面临的一个最大的困难是无法获得地史时期的“好材料”用于 DNA 扩增和分子遗传信息的提取，使得特征数据获得的数量和精度上无法和现生生物资料相比。但化石具有时间的向度，是生命演化的真实遗迹。而现生生物资料正好在时间向度和历史性这个要点上存在着缺陷，因此无法从中得出符合实际历史发生过程的推论。如果仅依靠现生生物类群的遗传数据，不可能重构出具有较长演化历史或者较高分类阶元的自然系统树。

由于化石直接并忠实地反映了各种生物类群的基本形态及时间和空间分布特征，所以用化石建立的演化系统在大的时空框架下符合生物演化的基本

规律,结论相对可靠(Simpson, 1961)。

在研究生物系统学时,只有当古生物学研究以地质时代的序列为基础,与现生生物群的资料联系在一起时,才真正发挥各自的优势。这不仅使得系统发育的建立具有时间向度和历史性,研究的结果精度才能更高。否则,一切关于生物演化的结论只能停留在推断层面。这可谓有历史才有现在,有化石才知兴衰。

生物有数亿年的历史发展过程,逝去的历史我们无法亲眼所见。我们构建的生物系统树又要求尊重历史原本经历的路径,而这个路径一定是曲折的,非匀速的,生物的某些特征和习性在演化过程中所起的作用也是不同的。我们利用支序分类学的原理设计的各种对数据处理的常用软件和运算方法,根据的是简约法、或是似然法和距离原则、或是贝叶斯法,而且假设各个特征或位点变化都是等价和匀速的,得出的结果是演化过程最短的和最便利的路径,不一定完全符合历史的实际过程。

虽然这些假设的理想状况并不能代表历史的实际发展过程,但它们毕竟是一个可以对算法重复检验的数学语言。在我们目前还没有更好的办法去回到历史去验证的情况下,这是一种不得已的选择。在这个过程中,应尽可能地将绝灭类群和它们的时间信息考虑进去,所得结果才有理由认为是符合自然历史发展过程的演化树！如果仅利用现生类群的成员构建系统树,就必然造成因类群选取不足而产生系统误差(systematic error)和时间错位。

4 古今结合、宏观与微观结合是构建自然分类系统演化树的必由之路

从以上的分析中可以看出,无论是从现生生物学的角度,还是从化石的角度,在重建生物系统发生的过程中均有不够理想之处。

古生物学虽然有较好的时空框架,但可提供的特征数据的数量和精度不够。现生生物类群的各种特征和遗传数据虽然很充分,但对于那些具有较长演化历史的类群,由于缺失了大量的类群成员,推导出的系统发育关系可能都是并系或复系,无法构成一个自然系统。由于自然类群具有漫长的演化历史,人类无法直接观察和在实验室中重复,利用支序分类原理构建的单系类群系统发育关系只是一个单系类群最"简约"或最"似然"的亲缘发育关系,并不能真正反映历史的本来面目。而且分子钟估计的时间与化石证据往往不一致。

如何使构建的系统树成为符合历史演化的自然类群呢?

对一个演化历史不长的或仅为现生属种的较低生物阶元而言,全体类群成员的形态证据、分子证据或全证据理论上均可获得,对其结果可以进行实地考察和验证,构建它们的系统发育关系争议不大。

但对一个具有漫长演化发展历史的单系群而言,由于一些绝灭类群的分子证据几乎无法获得,只有有限的形态特征可以采用。由此形态证据就成为联系化石和现生种类的唯一纽带。幸运的是这些有限的形态特征仍然可以反映系统发育和演化过程。我们应该充分地利用这些有限的形态特征,与现实的类群一起联合分析整个生物类群的演化过程。一味地强调化石记录的不完备性不是一个理性的分类工作应有的科学态度。在这个过程中分子证据仅对这个类群现生种类的发育关系起到提高精度的作用。

目前最好的办法应该是发挥支序分类学的客观优势,尽可能利用全证据,在建立系统发育树的时候必须将绝灭的和现生的类群同时考虑,将它们放在同一个系统树上,用化石证据对分子钟估计的时间进行检验,从而使所构建的系统树符合自然历史过程！

将现生生物宏观形态特征数据和分子遗传数据联合共同构建系统发育关系已很普遍,已取得了很好的结果(Sharkey *et al*., 2012; Chen *et al*., 2014, 2016)。利用形态数据将化石和现生种类联合进行分析的工作也取得了很好的效果(Ren *et al*., 2009; Zhao *et al*., 2010; Beutel *et al*., 2011; Yang *et al*., 2012, 2014; Yao *et al*., 2013; Solodovnikov *et al*., 2013; Liu *et al*., 2014; Wang *et al*., 2016b)。利用部分化石数据来完善和校正分子数据构建的系统发育关系也取得了一些成绩(Ronquist *et al*., 2012; Sharkey, 2012; Misof *et al*., 2014; Chen *et al*., 2014)。

随着分子数据的积累和共享系统的完善,联合分子数据和形态数据将绝灭和现生种类进行分析,对某些具有漫长演化历史的类群进行全证据的系统发育分析也已取得了突出的进展。师超凡等(Shi *et al*., 2015)通过对细蛉科现生类群的形态特征分析、DNA 分子分析数据、化石与现生类群的形态特征分析、全证据分析得到的都是唯一的最大简约树,多次分析得到的系统树拓扑结构基本一致,确认了细蛉科以及绝大多数现生属的单系性。化石类群在细蛉科中的系统位置所指出的细蛉科及亚科的分支时间

与早期 Winterton 等(2010)根据分子钟推算的分支时间基本吻合。王梅等(Wang *et al.*, 2016a)对扁叶蜂总科的化石与现生类群的形态特征和 DNA 分子数据进行了全证据分析,对扁叶蜂总科内关键的触角鞭节第 1 节及第 1 和 2 腹部背板进行了祖先性状重建,将现生和绝灭扁叶蜂昆虫放在了一棵系统演化树上,是目前最全面的扁叶蜂总科的系统发育树;确认了扁叶蜂总科以及现生扁叶蜂科的单系性、绝灭切锯蜂科和原树蜂科的非单系性。将扁叶蜂科的起源和分化时间向前推进到距今 1.6 亿年的中侏罗世,较分子钟推算的分歧时间提前了 3 500 万年。

形态学证据是最直观的证据,分子钟是估算物种分歧时间的重要手段,将形态证据和分子数据相互补充,取长补短,可以最大限度地逼近昆虫起源节点的分歧时间。昆虫化石是研究昆虫起源演化的最直接证据,它们在确定特征演化极向,矫正昆虫起源节点和分歧时间方面有着不可替代的作用,化石记录是唯一能按照真实的时间标尺,对进化论进行检验的"实验室"(Simpson, 1961)。

我们只有利用分子、形态和化石三者的全证据,从宏观和微观两个层面、古代和现代相结合,综合经典分类学、系统发育系统学、古生物学、现代分子生物学以及功能形态学的基本原理,采用多种技术和研究手段进行生物起源演化研究,才有可能接近真实地重建生物演化的历程,才能真正做到自然分类。

5　自然分类系统的检验方法

根据支序分类学构建的系统发育树具有一系列的假设和前提,因此评价一个生物分类系统好坏的最重要的标准就是看其是否符合自然历史发展过程。在实际工作中可以按照下列 6 个原则对分类系统是否符合自然历史发展过程来进行检验。

5.1　特征选择是否均衡全面

在系统分析过程中,对特征选择要做到尽可能全面,尽量避免人为的或不经意的加权。如在昆虫研究中,应尽可能地选取虫体的完整形态特征,包括性双型、成年和幼体等,不要仅依靠头部或口器等局部特征去建树(Huang *et al.*, 2016)。在特征选取时还应充分考虑形态的变异范围(Cui *et al.*, 2014; Lin *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2017)。在涉及到化石和现生种类联合建树时,要特别注意对支持关键分支节点的特征的实际状态! 是已知特征还是未知? 是共近裔性状还是自有衍征或独征?

5.2　合理选取外群和内群

类群选取首先要合理选取外群。外群要和所研究的类群要有较密切的亲缘关系(罗阿蓉等, 2010)。如在不完全变态的昆虫系统研究中,若选取完全变态的昆虫作外群,一定要看这个完全变态的昆虫在系统发育中的位置与实际情况有无矛盾(Bai *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 2016)。在内群的选取上要尽可能多地选取代表性的内群,主要代表性的绝灭类群种类不能忽视。

5.3　简约不等于历史过程,要用化石记录来检验和校正

某类群真正的自然系统必须包括该类群的所有成员和演化时间(深时演化)。从这个角度来讲,单纯依靠现生生物类群的遗传数据,不能构建出具有较长演化历史或者较高分类阶元的自然系统树!

最直接的方法就是将化石绝灭类群和现生类群放在一起进行分析(Zhao *et al.*, 2010; Tan *et al.*, 2012; Yao *et al.*, 2012)。利用已知化石在地层中出现的时间顺序和空间关系来验证系统发育关系是否符合自然历史过程!

5.4　演化理论对生物类群的发现有无预测性进行更高层次的检验

一个真正的自然系统演化关系一定具有很好的预测性。1862 年达尔文利用协同演化的原理关于大彗星风兰 *Angraecum sesquipedale* 和其专性传粉昆虫——长喙天蛾 *Xanthopan morganii praedicta* 的预测为我们提供了一个绝好的实例。

在被子植物起源研究中,利用访花昆虫化石预测被子植物在中国东北热河生物群已经存在以及随后在相应地层中发现的直接被子植物化石是另一个极为成功的科学预测(Ren,1998, 2002; Sun *et al.*, 1998, 2002)。

5.5　对协同演化的类群利用其时空匹配关系进行更高层次的检验

若两个相互作用的生物类群,它们的系统演化关系在时空分布中也具有很好的匹配关系,它们的系统演化关系一定是符合自然历史发展过程的。银杏(Zhou and Zheng, 2003; 周志炎, 2003)与蝎蛉昆虫的协同演化是一个较好的例子。

中国内蒙古发现的距今 1.65 亿年的中侏罗世蝎蛉昆虫(银杏侏罗蝎蛉 *Juracimbrophlebia ginkgofolia*)与同时期银杏间存在着拟态关系,并且银杏与蝎蛉昆虫的系统发育具有极好的时空匹配关系,二者共同走过了近一亿年的演化历程,证明二者的系统发育是符合自然历史过程的(Wang *et al.*,

2012)。

5.6 利用生物类群的分布信息和支序地理学进行更高层次的检验

对一个业已建立的系统发育关系,可以利用生物类群的地理分布信息做进一步的支序地理学研究,进行更高层次的检验。若具有很好的匹配关系,证明该系统发育关系是自然分类。现生广翅目昆虫和若干化石昆虫及青藏高原的鸟类谱系地理演化研究已有很多成功的实例(Barry and Moore, 2005; Shih *et al*., 2010; Qu *et al*., 2010, 2015; Roderic, 2012; Yao *et al*., 2012; Tan *et al*., 2012; Liu *et al*., 2015a, 2015b; Song *et al*., 2016)。

6 小结与展望

生物系统学研究是一个慢周期的发展过程,研究的路途是痛苦的、枯燥的,需要科学思想代代传承。分类和系统演化学科对多学科交叉要求越来越高,不仅要贯通生命科学的各个学科,而且要了解地质和地理学的基本理论。仅靠单一学科的知识去建立一个好的自然演化系统几乎是不可能的。

可以预见,生物系统学这一传统的经典学科将可能变为生物学中时空跨度最大、最富有挑战性的高难度交叉学科! 但同时,它又是激动人心的、有革命性和启迪意义的(Godfray, 2002)。如果没有生物的自然系统演化树,所有生命科学的成果和预测就会没有根据,任何生物学科的"创新"就像驻足在悬崖边上一样时刻摇摇欲坠。

重构符合自然历史发展过程的生物系统演化树是分类学者的终极目标和历史责任,也是生命科学其他分支学科取得胜利的力量保障。建立具有四维信息的、全证据的、包括古今绝灭和现生全体生物类群的、反映重要生物学特征和习性的演化树,才能够实现中国哲学的"道法自然";才能回答西方先贤的哲学问题:"我从哪里来,我是谁,我将去哪里?";才能在生物系统发育树的构建过程中实现:在原理和方法应用中不忘其由来,在起源上不忘初始时间,在演化的过程中不忘祖先。

致谢 本文是在国家自然科学基金委员会陈宜瑜先生的启发和指导下完成的,在写作过程中陈先生给出了许多中肯的修改意见。史宗冈教授、朱朝东研究员和二位匿名审稿专家也给出了重要的修改建议。在此一并表示衷心的感谢!

参考文献(References)

Bai M, Beutel RG, Klass KD, Zhang W, Yang X, Wipfler B, 2016. Alienoptera - a new insect order in the roach-mantodean twilight zone. *Gondwana Res*., 39: 317 - 326.

Barry CC, Moore PD, 2005. Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach. 7th ed. Blackwell Publishing Ltd., Oxford. 451 pp.

Beutel RG, Friedrich F, Hornschemeyer T, Pohl H, Hunefeld F, Beckmann F, Meier R, Misof B, Whiting MF, Vilhelmsen L, 2011. Morphological and molecular evidence converge upon a robust phylogeny of the megadiverse Holometabola. *Cladistics*, 27: 341 - 355.

Brundin L, 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges with a monograph of the subfamilies of Podonominae, Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 11: 1 - 472.

Brundin L, 1968. Application of phylogenetic principles in systematics and evolutionary theory. In: Orvig T ed. Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny. John Wiley and Sons, New York. 473 - 495.

Cai CY, Leschen RAB, Hibbett DS, Xia FY, Huang DY, 2017. Mycophagous rove beetles highlight diverse mushrooms in the Cretaceous. *Nat. Commun*., 8: 14894.

Carpenter FM, 1992. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4. Geological Society of America and University of Kansas, Lawrence. 755 pp.

Chen J, Jiang LY, Qiao GX, 2014. A total-evidence phylogenetic analysis of Hormaphidinae (Hemiptera: Aphididae), with comments on the evolution of galls. *Cladistics*, 30: 26 - 66.

Chen R, Favret C, Jiang LY, Wang Z, Qiao GX, 2016. An aphid lineage maintains a bark-feeding niche while switching to and diversifying on conifers. *Cladistics*, 32: 555 - 572.

Costello JM, May R, Stork N, 2013. Can we name earth's species before they go extinct? *Science*, 339: 413 - 416.

Cracraft J, 2002. The seven great questions of systematic biology: an essential foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Ann. Missouri Bot. Gard*., 89: 127 - 144.

Crowson RA, 1970. Classification and Biology. Heinemann Educational Books Ltd., London. 350 pp.

Cui YY, Béthoux O, Ren D, 2011. Intra-individual variability in Sinonamuropteridae forewing venation (Grylloblattida; Late Carboniferous): taxonomic and nomenclatural implications. *Syst. Entomol*., 36(1): 44 - 56.

Dunn WC, Hejnol A, Matus D, Pang K, Browne EW, Smith S, Seaver E, Rouse G, Obst M, Edgecomb G, Sørensen M, Haddock S, Schmidt-Rhaesa A, Okusu A, Kristensen RM, Wheele W, Martindale M, Giribet G, 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*, 452: 745 - 750.

Engel MS, Kristensen NP, 2013. A history of entomological classification. *Annu. Rev. Entomol*., 58: 585 - 607.

Gao TP, Shih CK, Xu X, Wang S, Ren D, 2012. Mid-Mesozoic flea-like ectoparasites of feathered or haired vertebrates. *Curr. Biol.*, 22(8): 732 – 735.

Godfray HCJ, 2002. Challenges for taxonomy – the discipline will have to reinvent itself if it is to survive and flourish. *Nature*, 417: 17 – 19.

Godfray HCJ, Clark BR, Kitching IJ, Mayo SJ, Scoble MJ, 2007. The web and the structure of taxonomy. *Syst. Biol.*, 56(6): 943 – 955.

Godfray HCJ, Knapp S, 2004. Introduction. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 359: 559 – 569.

Grimaldi D, Engel MS, 2005. Evolution of the Insects. Cambridge University Press, New York. 755 pp.

Gu JJ, Montealegre-Z F, Robert D, Engel MS, Qiao GX, Ren D, 2012. Wing stridulation in a Jurassic katydid (Insecta, Orthoptera) produced low-pitched musical calls to attract females. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 109(10): 3868 – 3873.

Handlirsch A, 1906 – 1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen: Ein Handbuch fur Palaontologen und Zoologen. Verlagvon Wilhelm Engelmann, Leipzig. 1430 pp.

Hennig W, 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana. 263 pp.

Hennig W, 1981. Insect Phylogeny. Wiley, New York. 514 pp.

Hillis DM, 1999. SINEs of the perfect character. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96(18): 9979 – 9981.

Hong DY, 2016a. Opinion of raising rationality in species delimitation. *Biodiv. Sci.*, 24(3): 360 – 361. [洪德元, 2016a. 关于提高物种划分合理性的意见. 生物多样性, 24(3): 360 – 361]

Hong DY, 2016b. Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. *Biodiv. Sci.*, 24(9): 979 – 999. [洪德元, 2016b. 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. 生物多样性, 24(9): 979 – 999]

Huang DW, 1996. An Introduction to Cladistics. China Agriculture Press, Beijing. 189 pp. [黄大卫, 1996. 支序系统学概论. 北京: 中国农业出版社. 189 页]

Huang DY, Bechly G, Nel P, Engel M, Prokop J, Dany A, Cai C, Thomas K, Staniczek AH, Romain G, Lars K, Tomy SR, Tilo B, Rainer O, Shmakov AS, Thierry B, Nel A, 2016. New fossil insect order Permopsocida elucidates major radiation and evolution of suction feeding in hemimetabolous insects (Hexapoda: Acercaria). *Sci. Rep.*, 6: 23004.

Kitching IJ, Forey OL, Humphries CJ, *et al.*, 1998. Cladistics. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford. 355 pp.

Kjer KM, Simon C, Yavorskaya M, Beutel RG, 2016. Progress, pitfalls and parallel universes: a history of insect phylogenetics. *J. R. Soc. Interface*, 13: 20160363.

Kluge AG, 1971. Concepts and principles of morphologic and functional studies. In: Waterman AJ, *et al.* eds. Chordate Structure and Function. Macmillan Co., New York. 3 – 41.

Kong HZ, 2016. Biodiversity undertakings call for extensive discussion on species concept and the criteria for species delimitation. *Biodiv. Sci.*, 24(9): 977 – 978. [孔宏智, 2016. 生物多样性事业呼唤对物种概念和物种划分标准的深度讨论. 生物多样性, 24(9): 977 – 978]

Kristensen N, 1991. Phylogeny of extant hexapods. In: Naumann ID ed. The Insects of Australia, 2nd ed. Melbourne University Press, Melbourne. 125 – 140.

Lin XD, Shih JHM, Labandeira CC, Ren D, 2016. New data from the Middle Jurassic of China shed light on the phylogeny and origin of the proboscis in the Mesopsychidae (Insecta: Mecoptera). *BMC Evol. Biol.*, 16: 1.

Liu X, Ren D, Yang D, 2014. New transitional fossil snakeflies from China illuminate the early evolution of Raphidioptera. *BMC Evol. Biol.*, 14: 84.

Liu XY, Hayashi F, Yang D, 2015a. Phylogeny of the family Sialidae (Insecta: Megaloptera) inferred from morphological data, with implications for generic classification and historical biogeography. *Cladistics*, 31: 18 – 49.

Liu XY, Hayashi F, Yang D, 2015b. Systematics and biogeography of the dobsonfly genus *Neurhermes* Navás (Megaloptera: Corydalidae: Corydalinae). *Arthr. Syst. Phyl.*, 73(1): 41 – 63.

Liu XY, Zhang WW, Winterton SL, Breitkreuz LCV, Engel MS, 2016. Early morphological specialization for insect-spider associations in Mesozoic lacewings. *Curr. Biol.*, 26(12): 1590 – 1594.

Luo AR, Zhang YZ, Qiao HJ, Shi WF, Robert WM, Zhu CD, 2010. Outgroup selection in tree reconstruction: a case study of the family Halictidae (Hymenoptera: Apoidea). *Acta Entomol. Sin.*, 53(2): 192 – 201. [罗阿蓉, 张彦周, 乔慧捷, 史卫峰, Robert WM, 朱朝东, 2010. 外群选择对隧蜂科(膜翅目: 蜜蜂总科)系统重建的影响. 昆虫学报, 53(2): 192 – 201]

Mayr E, 1982. The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution and Inheritance. Harvard University Press, Cambridge, MA. 236 pp.

Misof B, Liu S, Meusemann K, Peters RS, Donath A, Mayer C, Frandsen PB, Ware J, Flouri T, Beutel RG, Niehuis O, Petersen M, Izquierdo-Carrasco F, Wappler T, Rust J, Aberer AJ, Aspock U, Aspock H, Bartel D, Blanke A, Berger S, Bohm A, Buckley TR, Calcott B, Chen J, Friedrich F, Fukui M, Fujita M, Greve C, Grobe P, Gu S, Huang Y, Jermiin LS, Kawahara AY, Krogmann L, Kubiak M, Lanfear R, Letsch H, Li Y, Li Z, Li J, Lu H, Machida H, Mashimo Y, Kapli P, McKenna DD, Meng G, Nakagaki Y, Navarrete-Heredia JL, Ott M, Ou Y, Pass G, Podsiadlowski L, Poh H, Reumont BM, Schutte K, Sekiya K, Shimizu S, Slipinski A, Stamatakis, A, Song W, Su X, Szucsich NU, Tan M, Tan X, Tang M, Tang J, Timelthaler G, Tomizuka S, Trautwein M, Tong X, Uchifune T, Walzl MG, Wiegmann BM, Wilbrandt J, Wipfler B, Wong TKF, Wu Q, Wu G, Xie Y, Yang S, Yang Q, Yeates DK, Yoshizawa K, Zhang Q, Zhang R, Zhang W, Zhang Y, Zhao J, Zhou C, Zhou L, Ziesmann T, Zou S, Li W, Xu X, Zhang Y, Yang H, Wang J, Wang J, Kjer KM, Zhou X, 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346: 763 – 767.

Peng DX, Lu LM, Chen ZD, 2017. Regional tree of life and its application in floristic studies. *Biodiv. Sci.*, 25(2): 156 – 162. [彭丹晓, 鲁丽敏, 陈之端, 2017. 区域生命之树及其在植物区系研究中的应用. 生物多样性, 25(2): 156 – 162]

Perrichot V, Wang B, Engel MS, 2016. Extreme morphogenesis and ecological specialization among Cretaceous basal ants. *Curr. Biol.*, 11(6): 1468 – 1472.

Philippe H, Laurent J, 1998. How good are deep phylogenetic trees? *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 8: 616 – 623.

Philippe L, Marco S, Anne-Mieke V, 2009. The Phylogenetic Handkook – A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge. 723 pp.

Phillips A, Janies D, Wheeler WC, 2000. Multiple sequence alignment in phylogenetic analysis. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 16: 317 – 330.

Qu YH, Lei F, Zhang R, Lu X, 2010. Comparative phylogeography of five avian species: implications for Pleistocene evolutionary history in the Qinghai-Tibetan plateau. *Mol. Ecol.*, 19:338 – 351.

Qu YH, Song G, Gao B, Quan Q, Ericson PGP, Lei FM, 2015. The influence of geological events on the endemism of East Asian birds studied through comparative phylogeography. *J. Biogeogr.*, 42: 179 – 192.

Rasnitsyn AP, Quicke DL, 2002. History of Insects. Kluwer Academic Pulishers, Dordrecht. 517 pp.

Ren D, 1998. Flower-associated Brachycera flies as fossil evidences for Jurassic angiosperm origins. *Science*, 280: 85 – 88.

Ren D, 1998. Late Jurassic Brachycera from Northeast China (Insecta: Diptera). *Acta Zootaxon. Sin.*, 23(1): 65 – 80.

Ren D, 2002. Progress in the study of Mesozoic fossil insects during the last decade in China. *Acta Entomol. Sin.*, 45(2): 234 – 240. [任东, 2002. 中国中生代昆虫化石研究新进展及意义. 昆虫学报, 45(2): 234 – 240]

Ren D, 2010. Current research on paleoentomology – a preface. *Acta Geol. Sin.* (*Eng. Ed.*), 84(4): 1 – 4.

Ren D, Hong YC, 1994. A cladistic study on the familial phylogeny of fossil and living Raphidioptera (Insecta). *Bull. Chin. Acad. Geol. Sci.*, 29: 103 – 117. [任东, 洪友崇, 1994. 现生和化石蛇蛉科的支序分类(昆虫纲: 蛇蛉目). 中国地质科学院院报, 29: 103 – 117]

Ren D, Labandeira CC, Santiago-Blay JA, Rasnitsyn AP, Shih CK, Bashkuev A, Logan MAV, Hotton CL, Dilcher D, 2009. A probable pollination mode before angiosperms: Eurasian, long-proboscid scorpionflies. *Science*, 326: 840 – 847.

Ren D, Shih CG, Gao TP, Yao YZ, Zhao YY, 2012. Insect fossil treasures from the Mesozoic of the northeastern China. Science Press, Beijing. 409 pp. [任东, 史宗冈, 高太平, 姚云志, 赵云云, 2012. 中国东北中生代昆虫化石珍品. 北京: 科学出版社. 412 页]

Ren D, Shih CK, Gao TP, Yao YZ, Zhao YY, 2010. Silent Story – Insect Fossil Treasures from Dinosaur Era of the Northeastern China. Science Press, Beijing. 332 pp.

Roderic DMP, 2012. Space, time, form: viewing the Tree of Life. *Trends Ecol. Evol.*, 27(2): 113 – 120.

Rong JY, Fang ZJ, 1990. Introduction. In: Rong JY, Fang ZJ, Wu TJ eds. Selected Papers of Theoretical Palaeontology. Nanjing University Press, Nanjing. iv – vii. [戎嘉余, 方宗杰, 1990. 前言. 戎嘉余, 方宗杰, 吴同甲 主编, 1990. 理论古生物学文集. 南京: 南京大学出版社. iv – vii]

Ronquist F, Klopfstein S, Vilhelmsen L, Schulmeister S, Murray DL, Rasntisyn AP, 2012. A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Syst. Biol.*, 61(6): 973 – 999.

Rota-Stabelli O, Daley A, Pisani D, 2013. Molecular timetrees reveal a Cambrian colonization of land and a new scenario for ecdysozoan evolution. *Curr. Biol.*, 23(5): 392 – 398.

Sharkey MJ, Carpenter JM, Vilhelmsen L, Heraty J, Liljeblad J, Dowling APG, Schulmeister S, Murray D, Deans AR, Ronquist F, Krogmann L, Wheeler WC, 2012. Phylogenetic relationships among super families of Hymenoptera. *Cladistics*, 28: 80 – 112.

Shi CF, Winterton LS, Ren D, 2015. Phylogeny of split-footed lacewings (Neuroptera, Nymphidae), with descriptions of new Cretaceous fossil species from China. *Cladistics*, 31(5): 455 – 490.

Shih CK, Feng H, Liu CX, Zhao YY, Ren D, 2010. Morphology, phylogeny, evolution, and dispersal of pelecinid wasps (Hymenoptera: Pelecinidae) over 165 million years. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 103(6): 875 – 885.

Simpson GG, 1961. Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press, New York.

Sneath P, Sokal R, 1973. Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification. W. H. Freeman and Company, San Francisco. 403 pp.

Solodovnikov A, Yue YL, Tarasov S, Ren D, 2013. Extinct and extant rove beetles meet in the matrix: early Cretaceous fossils shed light on the evolution of a hyperdiverse insect lineage (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae). *Cladistics*, 2013: 360 – 403.

Song G, Zhang RY, Qu YH, Wang ZH, Dong L, Kristin A, Alstrom P, Ericson PGP, Lambert DM, Fjeldsa J, Lei FM, 2016. A zoogeographical boundary between the Palaearctic and Sino-Japanese realms documented by consistent north/south phylogeographical divergences in three woodland birds in eastern China. *J. Biogeogr.*, 43: 2099 – 2112.

Sun G, Dilcher D, Zheng SL, Zhou ZK, 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaefructus*, from Northeast China. *Science*, 282: 1692 – 1695.

Sun G, Ji Q, Dilcher DL, Zheng SL, Nixon KC, Wang XF, 2002. Archaefructaceae, a new basal Angiosperm family. *Science*, 296: 899 – 904.

Sun H, 2017. Multi-disciplinary integration and multi-scale exploration: a new trend in the study of floristic geography. *Biodiv. Sci.*, 25(2): 109 – 110. [孙航, 2017. 多学科融合、多尺度探索——植物区系地理研究的新趋势. 生物多样性, 25(2): 109 – 110]

Tan JJ, Wang YJ, Ren D, Yang XK, 2012. New fossil species of ommatids (Coleoptera: Archostemata) from the Middle Mesozoic of China illuminating the phylogeny of Ommatidae. *BMC Evol. Biol.*, 12: 113.

Wang B, Xia FY, Engel MS, Perrichot V, Shi GL, Zhang HC, Chen J, Jarzembowski EA, Wappler T, Rust J, 2016. Debris-carrying camouflage among diverse lineages of Cretaceous insects. *Sci. Adv.*, 2: e1501918.

Wang B, Xia FY, Wappler T, Simon E, Zhang Haichun, Jarzembowski EA, Szwedo J, 2015. Brood care in a 100-million-year-old scale

insect. *Elife*, 4: e05447.

Wang FY, Shih CK, Ren D, Wang YJ, 2017. Quantitative assessments and taxonomic revision of the genus *Archirhagio* with a new species from Daohugou, China (Diptera: Archisargidae). *Syst. Entomol.*, 42(1): 230–239.

Wang M, Rasnitsyn A, Li H, Shih CK, Sharkey JM, Ren D, 2016a. Phylogenetic analyses elucidate the inter-relationships of Pamphilioidea (Hymenoptera, Symphyta). *Cladistics*, 32(3): 239–260.

Wang M, Rasnitsyn A, Shih CK, Sharkey JM, Ren D, 2016b. New fossils from China elucidating the phylogeny of Praesiricidae (Insecta: Hymenoptera). *Syst. Entomol.*, 41(1): 41–55.

Wang YJ, Liu ZQ, Wang X, Shih CK, Zhao YY, Engel MS, Ren D, 2010. Ancient pinnate leaf mimesis among lacewings. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107(37): 16212–16215.

Wang YJ, Labandeira CC, Shih CK, Ding QL, Wang C, Zhao YY, Ren D, 2012. Jurassic mimicry between a hangingfly and a ginkgo from China. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 109(50): 20514–20519.

Wang YY, Liu XY, Winterto S, Yan Y, Aspock U, Aspock H, Yang D, 2016. Mitochondrial phylogenomics illuminates the evolutionary history of Neuropterida. *Cladistics*, Online Version of Record: DOI: 10.1111/cla.12186

Wells RS, Yuldasheva N, Ruzibakiev R, Underhill PA, Evseeva I, Blue-Smith J, Jin L, Su B, Pitchappan R, Shanmugalakshmi S, Balakrishnan K, Read M, Pearson NM, Zerjal T, Webster MT, Zholoshvili I, Jamarjashvili E, Gambarov S, Nikbinn B, Dostievo A, Aknazarov O, Zalloua P, Tsoy I, Kitaev M, Mirrakhimov M, Chariev A, Bodmer WF, 2001. The Eurasian heartland: a continental perspective on Y-chromosome diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98(18): 10244–10249.

Wenzel JW, 1997. When is a phylogenetic test good enough? In: Grandcolas P ed. The Origin of Biodiversity in Insects: Phylogenetic Test of Evolutionary Scenarios. *Mem. Mus. Natn. Hist. Nat.*, 173: 31–45.

Winterton SL, Hardy NB, Wiegmann BM, 2010. On wings of lace: phylogeny and Bayesian divergence time estimates of Neuropterida Insecta) based on morphological and molecular data. *Syst. Entomol.*, 35: 349–378.

Wu YJ, DuBay SG, Colwell RK, Ran JH, Lei FM, 2017. Mobile hotspots and refugia of avian diversity in the mountains of south-west China under past and contemporary global climate change. *J. Biogeogr.*, 44: 615–626.

Xie P, 2016. A brief review on the historical changes in the concept of species. *Biodiv. Sci.*, 24(9): 1014–1019. [谢平, 2016. 浅析物种概念的演变历史. 生物多样性, 24(9): 1014–1019]

Xie Q, Bu WJ, Yu X, Zheng LY, 2015. Introduction to Modern Zootaxonomy. Science Press, Beijing. 211 pp. [谢强, 卜文俊, 于昕, 郑乐怡, 2015. 现代动物分类学导论. 北京: 科学出版社. 211 页].

Xu KX, 1994. Numerical Taxonomy. Science Press, Beijing. 340 pp. [徐克学, 1994. 数量分类学. 北京: 科学出版社. 340 页]

Yang Q, Makarkin NV, Winterton LS, Khramov VA, Ren D, 2012. A remarkable new family of Jurassic insects (Neuroptera) with primitive wing venation and its phylogenetic position in Neuropterida. *PLoS ONE*, 7(9): e44762.

Yang Q, Wang YJ, Labandeira C, Shih CK, Ren D, 2014. Mesozoic lacewings from China provide phylogenetic insight into evolution of the Kalligrammatidae (Neuroptera). *BMC Evol. Biol.*, 14: 126.

Yang Z, Bruce R, 2012. Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nat. Rev. Genet.*, 13: 303–314.

Yao YZ, Cai WZ, Rider DA, Ren D, 2013. Primipentatomidae fam. nov. (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomomorpha), an extinct insect family from the Cretaceous of north-eastern China. *J. Syst. Palaeontol.*, 11(1): 63–82.

Yao YZ, Cai WZ, Xu X, Shih CH, Engel SM, Zheng XT, Zhao YY, Ren D, 2014. Blood-feeding true bugs in the early Cretaceous. *Curr. Biol.*, 24(15): 1786–1792.

Yao YZ, Ren D, Rider DA, Cai WZ, 2012. Phylogeny of the Infraorder Pentatomomorpha based on fossil and extant morphology, with description of a new fossil family from China. *PLoS ONE*, 7(5): e37289.

Zhang AB, Hao MD, Yang CQ, Shi ZY, 2017. BarcodingR: an integrated R package for species identification using DNA barcodes. *Methods Ecol. Evol.*, 8: 627–634.

Zhang DX, 2016. Why is it so difficult to reach a consensus in species concept? *Biodiv. Sci.*, 24(9): 1009–1013. [张德兴, 2016. 为什么在物种概念上难以达成共识? 生物多样性, 24(9): 1009–1013]

Zhang ZQ, 2013. Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3703 (1): 1–82.

Zhao JX, Zhao YY, Shih CK, Ren D, Wang YJ, 2010. Transitional fossil earwigs – a missing link in Dermaptera evolution. *BMC Evol. Biol.*, 10: 344.

Zhao TQ, 1995. The Principles and Methods of Systematic Biology. Science Press, Beijing. 340 pp. [赵铁桥, 1995. 系统生物学的概念和方法. 北京: 科学出版社. 340 页]

Zhong Y, Li W, Huang DS, 1994. The Theories and Methods of Cladistics. Science Press, Beijing. 310 pp. [钟扬, 李伟, 黄德世, 1994. 分支分类的理论与方法. 北京: 科学出版社. 310 页]

Zhou CF, Yang G, 2011. The Status and Definition of Species. Science Press, Beijing. 219 pp. [周长发, 杨光, 2011. 物种的存在与定义. 北京: 科学出版社. 219 页]

Zhou MZ, Zhang MM, Yu XB, *et al.*, 1983. The Selected Papers of Cladistics. Science Press, Beijing. 280 pp. [周明镇, 张弥曼, 于小波等 编译, 1983. 分支系统学译文集. 北京: 科学出版社. 280 页]

Zhou ZY, 2003. Mesozoic ginkgoaleans: phylogeny, classification and evolutionary trends. *Acta Bot. Yunnan.*, 25(4): 377–396. [周志炎, 2003. 中生代银杏类植物系统发育、分类和演化趋向. 云南植物研究, 25(4): 377–396]

Zhou ZY, Zheng SL, 2003. The missing link in Ginkgo evolution. *Nature*, 423(6942): 821–822.

（责任编辑：赵利辉）